

Ультраструктура эктомикориз лесообразующих хвойных пород в условиях подзоны средней тайги

© 2024. С. Н. Плюснина, к. б. н., н. с.,

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения
Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: pljusnina@ib.komisc.ru

Симбиотические образования гриба и корней – микоризные окончания – основные органы поглощения питательных веществ у наземных растений. Формирование эктомикориз (ЭМ) позволяет деревьям доминировать в растительном покрове бореальной зоны. Методом трансмиссионной электронной микроскопии изучена ультраструктура ЭМ сосны, ели и пихты – лесообразующих хвойных пород Республики Коми. Показано, что в длинных сосущих эктомикоризных корневых окончаниях грибной чехол (ГЧ) наиболее развит у пихты, а сеть Гартига (СГ) у всех изученных пород распространяется вглубь первичной коры до эндодермы. В молодых ЭМ в клетках гриба накапливаются гликоген в цитоплазме и полифосфатсодержащие гранулы (волютин) в вакуолях, а в амилопластах клеток первичной коры и центрального цилиндра – крахмал. По мере старения микоризы в ГЧ и СГ исчезают запасные вещества в клетках обоих симбионтов, в центральном цилиндре крахмал может сохраняться. В условиях подзоны средней тайги в начале и, особенно, в середине периода вегетации, когда наблюдается активный рост сосущих корней и формирование ЭМ, отмечено стабильное присутствие в них запасных веществ. В осенний период со снижением интенсивности ростовых процессов и преобладанием физиологически неактивных микоризных окончаний встречаемость гликогена и полифосфатсодержащих гранул в грибных клетках ЭМ резко сокращается. Снижение содержания крахмала в амилопластах корня связано с сезонным уменьшением его содержания во всех органах дерева, подготовкой растения к зиме.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., эктомикоризы, ультраструктура.

Ultrastructure of forest-forming conifers ectomycorrhizas in the middle taiga subzone

© 2024. S. N. Plyusnina ORCID: 0000-0003-0639-2079

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: pljusnina@ib.komisc.ru

Mycorrhiza are symbiotic formations of fungus and roots and are the main organs of nutrient uptake by land plants. The formation of ectomycorrhizae allows trees to dominate the vegetation cover of the boreal zone. *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb. и *Abies sibirica* Ledeb. are forest-forming conifers of the Komi Republic. Transmission electron microscopy shows that the fungal sheath of mycorrhiza is most developed in *A. sibirica*. The Hartig net in all studied trees extends deep into the primary cortex to the endodermis. Glycogen accumulates in the cytoplasm and polyphosphate-containing granules (volutin) in the vacuoles of young fungal cells. Starch accumulates in the cells of primary cortex and central cylinder of young ectomycorrhizae. Reserve substances disappear in the sheath and the Hartig net as the mycorrhiza ages, and starch can remain in the central cylinder. A stable presence of reserve substances was noted at the beginning and in the middle of the growing season. There is an active growth of sucking roots and the formation of ectomycorrhizae during this period in the middle taiga subzone. The occurrence of glycogen and polyphosphate-containing granules in fungal cells is reduced in the autumn period. This is due to a decrease in the intensity of growth processes and the prevalence of physiologically inactive mycorrhizal endings. The starch decrease in the amyloplasts of the primary cortex cells and the central cylinder of ectomycorrhizae is associated with a seasonal decrease in its content in all tree organs, preparation of the plant for the season with low temperatures.

Keywords: *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., ectomycorrhizae, ultrastructure.

Pinus sylvestris L., *Picea obovata* Ledeb. и *Abies sibirica* Ledeb. – лесообразующие породы на территории Республики Коми, существенная часть сосущих корней которых преобразуется в эктомикоризу (ЭМ) [1, 2]. Тесная физиологическая, структурная и экологическая связь с грибами-микоризообразователями с формированием особых структур – ЭМ – даёт деревьям возможность доминировать в растительном покрове на обширных площадях бореальной зоны и является важной как для отдельных особей, так и для экосистем в целом [2].

В разной степени доказана эффективность различных грибных симбионтов в отношении поглощения, транспорта и переноса Р к растению, устойчивости растений к тяжёлым металлам и к засухе [3]. В настоящее время микоризация почвы рассматривается как один из агротехнических приёмов для улучшения адаптации, развития и роста сеянцев хвойных деревьев при искусственном лесовосстановлении [4].

Помимо очевидных преимуществ для участников симбиоза, большое значение микоризообразование имеет при стабилизации почвенного углерода микробного происхождения благодаря замедлению разложения грибковой некромы при взаимодействии с дубильными веществами (полифенольными соединениями – танинами), содержащимися в корнях хвойных растений [5]. Ранее были изучены рост и формирование корней сосны и ели в условиях подзоны северной тайги [1], рост эктомикоризных окончаний сосны [6] и ели [7] и дыхание тонких корней пихты в подзоне средней тайги Республики Коми [8]. Анатомия и изменение соотношения активных, низкоактивных, стареющих и отмирающих ЭМ ели, сосны и пихты на протяжении периода вегетации в условиях подзоны средней тайги Республики Коми исследованы методом оценки интенсивности флуоресценции тканей [9–11]. Сезонная динамика ультраструктуры ЭМ сосны подробно описана в полевых и лабораторных условиях для более южных широт [12, 13].

Цель данных исследований – изучение ультраструктуры эктомикориз сосны, ели и пихты на протяжении периода вегетации в подзоне средней тайги Республики Коми.

Объекты и методы исследования

На протяжении периода вегетации 2018 г. (8 июня, 5 июля, 16 сентября) изучали ультра-

структуру эктомикоризных окончаний ели сибирской и пихты сибирской, произрастающих в ельнике чернично-сфагновом (9Е1Б + С ед. П), а также ЭМ сосны обыкновенной, произрастающей в хвойно-лиственном насаждении (4ОсЗЕ2С1Б + П) на территории Ляльского лесоэкологического стационара (62°17' с. ш., 50°40' в. д.) в подзоне средней тайги Республики Коми. Ельник чернично-сфагновый сформирован на торфянисто-подзолисто-глееватой почве, супесчаной, подстилаемой суглинками [10], а хвойно-лиственное насаждение на типичной подзолистой почве [9]. В год исследований весна была затяжная, а лето – позднее, с жаркой погодой в третьей декаде июня и июле, умеренно-тёплой в августе. Поздние весенние заморозки отмечены 2 июня (–0,5 °С), ранние осенние – 21 сентября (–0,5 °С). Температура почвы ниже 0 °С на глубине 10 см держалась с 20 января по 4 апреля (минимальная –1,7 °С), на глубине 20 см – с 26 февраля по 1 марта (минимальная –0,1 °С). Переход среднесуточной температуры через +5 °С состоялся в конце второй (на глубине 20 см) – начале третьей декады мая (на глубине 10 см) весной и в первой половине третьей декады октября осенью.

Для электронно-микроскопических исследований фрагменты ЭМ фиксировали в течение 4,5 ч в 2,5%-ном глутаральдегиде, приготовленном на фосфатном буфере с рН 7,4. Постфиксацию проводили в 1%-ном водном растворе OsO₄ в течение 4 ч. Поперечные и продольные ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме PowerTome PC (Boeckeler Instruments, США). Наблюдения и съёмку проводили на трансмиссионном электронном микроскопе Tesla BS 500 (Tesla, Чехословакия). Временные препараты поперечных срезов микоризных окончаний для анатомических исследований просматривали под микроскопом Axiovert 200 M (Carl Zeiss, Германия). Фотосъёмку объектов выполняли цифровой камерой AxioCam ERc 5s (Carl Zeiss, Германия), морфометрические измерения – при помощи программы ZEN 2011 (Carl Zeiss, Германия). Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием программы «Excel». Значимость отличий исследуемых показателей проверяли с помощью критерия Стьюдента ($n \geq 25$).

Результаты и обсуждение

Эктомикоризный корень характеризуется наличием трёх структурных компонентов: чехла из грибных гиф, окружающего корень,

сети Гартига (СГ) – лабиринтовидно расположенных гиф, растущих внутри между клетками ризодермы и коры, и системы растущих наружу гифальных элементов (свободного мицелия), которая соединяется как с почвой, так и с плодовыми телами грибов, образующих ЭМ [3]. Показано, что ЭМ сосны, ели и пихты имеют схожий план строения: на поперечных срезах выявляются в разной степени сформированный грибной чехол (ГЧ) и СГ, распространяющаяся вглубь первичной коры до эндодермы (рис. 1А).

Ранее было показано [6, 7, 11], что у ЭМ сосны, ели и пихты выявляется до 12 подтипов чехлов, их разнообразие различается по годам, сезонам и зависит от почвенно-климатических условий в фитоценозах.

В целом, на протяжении периода вегетации у пихты и ели преобладают ЭМ с псевдопаренхиматическими и плектенхиматическими подтипами чехлов, значительная часть последних у ели сформирована с участием базидиомицета *Tomentella sublilacina* (Ellis & Holw.) Wakef. (коричневая ЭМ) [11, 14]. Псевдопаренхиматические типы ГЧ считаются наиболее физиологически активными. Плектенхиматические чехлы, которые характерны для начальных этапов морфогенеза корневых окончаний древесных растений, преобладают у сосны на протяжении всего периода вегетации [5]. Также для сосны с мая по октябрь характерно стабильное присутствие бесструктурных чехлов (до 10%), которые приурочены к завершающему этапу морфогенеза корневых окончаний [15].

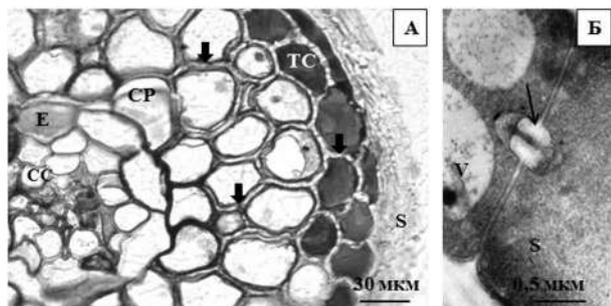


Рис. 1. Поперечный срез коричневой эктомикорризы (А) и долипоровой септы в клетках грибного чехла (Б) пихты. СС – центральный цилиндр, СР – паренхима первичной коры, Е – эндодерма, S – грибной чехол, ТС – таниновая клетка коровой паренхимы корня. Толстыми стрелками обозначена сеть Гартига, тонкой стрелкой – долипоровая септа

Fig. 1. Cross section of brown ectomycorrhiza (A) and dolipore septum in the cells of the sheath (B) of *A. sibirica*. СС – central cylinder, СР – cortical parenchyma, Е – endodermis, S – sheath, ТС – tannin cell. Thick arrows indicate the Hartig net, thin arrows indicate the dolipore septum

Показано, что средний диаметр клеток ГЧ разных морфотипов ЭМ изученных видов варьирует от 2,1 до 10,6 мкм. Средний диаметр клеток гриба в СГ, прорастающих между клетками коровой паренхимы корня, более стабилен и составляет 2,8–4,2 мкм. При этом наибольшие показатели среднего диаметра клеток гриба, приведённые выше, как в ГЧ, так и в СГ отмечены для чёрно-окрашенных микоризных окончаний пихты сибирской. Такие чёрные эктомикорризы с исходящими от них свободными гифами формируются с участием аскомицета *Cenococcum geophilum* Fr. [14, 16, 17]. О принадлежности грибного компонента к тому или иному таксону можно судить по строению септы [18]. Если у аскомицетов септа простая, то базидиомицеты имеют хорошо просматриваемые долипоры (рис. 1Б). Чёрные ЭМ изученных пород отличаются не только крупными размерами клеток гриба. В таких морфотипах клетки ГЧ превосходят клетки СГ по радиальному диаметру на 20–60% ($p < 0,001$). В микоризах других морфотипов (коричнево-, розовоокрашенные), напротив, клетки ГЧ либо уступают клеткам в СГ по радиальному диаметру на 20–30% ($p < 0,001$), либо не имеют достоверных различий. В целом, при изучении ультраструктуры тонких корней было выявлено более интенсивное развитие ГЧ у изученных морфотипов зрелых ЭМ пихты сибирской, по сравнению с другими породами [19]. Ранее в анатомических исследованиях также было показано [11], что толщина и объёмная доля ГЧ в ЭМ пихты больше, чем у ели и сосны, произрастающих в еловых фитоценозах средней тайги.

По нашим данным, на начальной стадии формирования ГЧ характерно свободное расположение гиф. В зрелых чехлах клетки гриба погружены в матрикс (рис. 2А).

Электронная плотность матрикса зависит от пигментации гриба: у бело-, розово- и жёлтоокрашенных она ниже, чем у коричневых и тем более чёрных микориз (рис. 2А, 3А, 3В). Как было показано ранее [12], матрикс ГЧ имеет полисахаридную природу. В бесструктурных старых чехлах внешние границы оболочек отдельных клеток не идентифицируются (рис. 2В).

Известно, что растение вступает в симбиоз с грибами для усиления снабжения его фосфатами, а также другими минеральными веществами [20]. Основным запасным веществом гриба, которое можно наблюдать под электронным микроскопом в СГ, чехле и в отходящих от него гифах, является гликоген [12]. Клетки

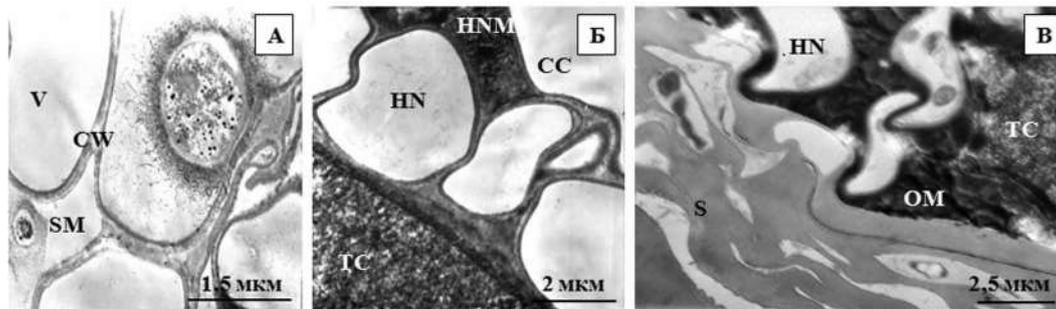


Рис. 2. Фрагмент поперечного среза псевдопаренхиматического грибного чехла (А) и сети Гартига (Б) розовой и бесструктурного чехла коричневой (В) микориз ели сибирской, июль. СС – клетка первичной коры, CW – клеточная оболочка, HN – сеть Гартига, HNM – матрикс сети Гартига, OM – осмиофильный материал, S – грибной чехол, SM – матрикс грибного чехла, TC – таниновая клетка, V – вакуоль. Стрелка указывает на внутриклеточный мицелий с полифосфатными (волютиновыми) гранулами в вакуолях / **Fig. 2.** A cross section of a pseudoparenchymal sheath (A) and a Hartig net (B) of pink and structureless sheaths of brown (B) mycorrhizas of *P. obovata*, July. CC – cortical cell, CW – cell wall, HN – Hartig net, HNM – Hartig net matrix, OM – osmiophilic matter, S – sheath, SM – sheath matrix, TC – tannin cell, V – vacuole. The arrow indicate intracellular mycelium with osmiophilic polyphosphate granules (volutin) in vacuoles

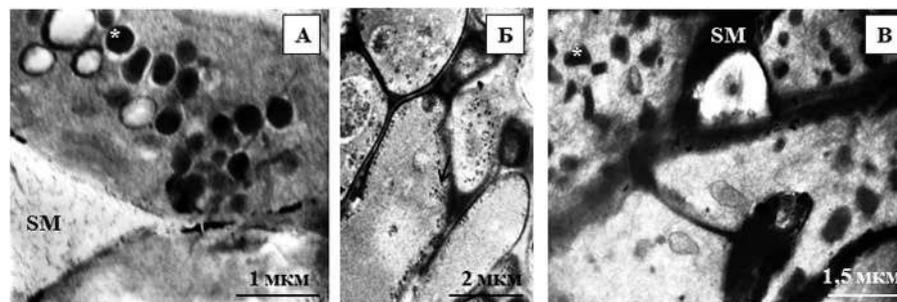


Рис. 3. Клетки грибного чехла коричневой (А, Б) и чёрной гладкой (В) эктомикориз пихты сибирской с полифосфатными гранулами (*) в мелких вакуолях и гликогеном в цитоплазме (стрелка). SM – матрикс грибного чехла / **Fig. 3.** Cells of the sheath of brown (A, B) and black smooth (B) ectomycorrhizae of *A. sibirica* with accumulated polyphosphate granules (*) in small vacuoles and glycogen in the cytoplasm (arrow). SM – sheath matrix

гриба в молодых активно функционирующих чехлах микориз, как правило, содержат полифосфатные гранулы (рис. 2А, 3А, 3В) (со средней площадью сечения 0,11–0,25 мкм²) в вакуолях и гликоген (0,08–0,15 мкм²) в цитоплазме (рис. 3Б). По мере старения их накопление в клетках сокращается. В бесструктурных чехлах запасные вещества практически не встречаются (рис. 2В).

На примере двухнедельных проростков сосны было показано, что формирование СГ начинается вскоре после появления рыхлого пучка гиф на поверхности корня, до формирования компактного ГЧ. После развития СГ грибной чехол ЭМ утолщается [13]. В связи с этим в микоризах можно наблюдать разную степень развития ГЧ при сходной степени развития СГ [19, 21]. Между зоной СГ и ГЧ, независимо от степени его развития, наблюдаются тяжи и скопление осмиофильного материала (рис. 2В), который согласно [12]

является остатками наружных клеток корня и имеет фенольную природу.

Сеть Гартига однотипна у исследованных видов. Она начинается с зоны таниновых клеток и распространяется до эндодермы – внутреннего слоя коровой паренхимы (рис. 1А). Таниновые клетки, граничащие с ГЧ, независимо от вида растения формируют 1–3 ряда. Они характеризуются крупной центральной вакуолью, где накапливаются полифенольные соединения – танины, и тонкой пристеночной цитоплазмой. Согласно данным [10, 11], высокая доля таниновых клеток в коровой паренхиме пихты и ели была сопряжена с низкой функциональной активностью ГЧ и СГ.

Танины также накапливаются в вакуолях клеток паренхимы коры, лежащих глубже, в которых цитоплазма более развита и содержит органеллы. Показано, что в условиях Севера 30–50% тонких сосущих корней ели от общей их массы характеризуются отмершей

первичной корой [1]. При разрушении коровой ткани корня происходит высвобождение дубильных веществ (танинов), что способствует замедлению разложения грибковой массы в почве и стабилизации почвенного углерода микробного происхождения [5]. Разрушение стелы (центрального цилиндра) происходит значительно позднее, поэтому формирование новых корней из перицикла продолжается, и структурные элементы тонких корней могут сохраняться в почве годами [3]. Ранее было показано [12, 13], что при формировании ЭМ сосны накопление танинов в вакуолях не изменяется, по сравнению с немикоризными корнями.

На поперечном срезе ЭМ ели и пихты клетки гриба в СГ, как правило, располагаются в один ряд между клетками коры, у сосны может формироваться два ряда. В молодых микоризах клетки гриба содержат гликоген и полифосфатные гранулы (гранулы волютина), а клетки коровой паренхимы – крахмал, занимающий до 80% от объёма амилопласта. Запасные вещества исчезают по мере старения из клеток гриба и паренхимы коры, крахмал может сохраняться в клетках центрального цилиндра корня. Взрелой СГ наружные границы клеточных оболочек растения и гриба плохо идентифицируются, так как клетки симбионтов погружены в электронно-плотный матрикс (рис. 2Б). Слияние грибных и растительных клеточных стенок с образованием межфазного матрикса в контактной зоне считается одним из доказательств участия ферментов в процессе формирования СГ [3]. Этот матрикс, как показано ранее [12, 13], имеет полисахаридную природу.

В молодых латеральных корневых окончаниях заселение грибом может происходить не из почвы, а с ГЧ или из СГ родительского корня [3], либо на начальных этапах роста сохраняется родительский ГЧ. В последнем случае на срезах боковых корней можно наблюдать хорошо развитый ГЧ и отсутствие СГ, которая развивается позже. На границе ГЧ и тканей корня, как и в длинных микоризных корнях, отмечен осмиофильный материал. На срезах молодых боковых чёрных ЭМ пихты в центральной части чехла в клетках гриба насчитывалось от 7 до 28 мелких вакуолей с осмиофильными полифосфатсодержащими гранулами со средними размерами $0,42 \times 0,62$ мкм. В отличие от гранул в клетках гриба коричневой микоризы ($0,34 \times 0,50$ мкм), они на срезах имели не всегда округлую, а чаще неправильную, «сигарообразную» форму

(рис. 3В). С использованием методов лазерной и конфокальной микроскопии описано значительное варьирование формы и размеров полифосфатсодержащих гранул, в том числе в клетках грибов [22].

Изменение ультраструктуры эктомикориз в период вегетации. Показано, что при благоприятных условиях микоризы могут расти круглогодично [12]. Сроки и интенсивность роста корней сосны и ели на Севере определяются, главным образом, гидротермическим режимом почвы [4]. В подзоне средней тайги благоприятные для роста температуры в корнеобитаемом слое наступают в третьей декаде мая – первой декаде июня [23]. Активное формирование микориз сосны происходит в середине июня – начале июля [6], рост микориз ели может продолжаться до конца сентября [7].

Согласно проведённым исследованиям в первой декаде июня ГЧ коричнево-окрашенной микоризы сосны, ели и пихты либо слабо развит и представлен единичными клетками, либо сформирован 3–5-ю рядами клеток. В последнем случае внутренние клетки погружены в матрикс умеренной электронной плотности. Сеть Гартига сформирована, расположение мицелия однорядное, у сосны возможно двурядное. Грибные клетки микоризы содержат много цитоплазмы, в ней накапливается гликоген, в вакуолях – полифосфатные гранулы (волютин) (табл.). Таниновые клетки расположены в 2–3 ряда. В клетках коровой паренхимы и в паренхиме центрального цилиндра присутствуют амилопласты с крупными зёрнами крахмала, в вакуолях – танин.

В июле в чехлах коричневой ЭМ пихты формируется до 10 рядов клеток. Клетки богаты цитоплазмой, содержат полифосфатные гранулы, прилегающие к корню клетки погружены в матрикс умеренной электронной плотности, на границе с коровой паренхимой – в скопление осмиофильного, электронно-плотного материала. Таниновые клетки формируют 2–3 ряда. В клетках ГЧ эктомикоризы ели отмечены бактериальные клетки.

Структура микориз в осенний период отличается частой встречаемостью повреждённых и деградирующих компонентов ЭМ. В целом, клетки и гриба, и корня растения содержали малое количество цитоплазмы. Запасные вещества, как правило, накапливались только при её сохранении, в том числе и полифосфаты. При их наличии, число очень мало. В этот период можно наблюдать как час-

Таблица / Table

Накопление запасных веществ в клетках коричневой эктомикоризы хвойных пород в вегетационный период 2018 г. / Reserve substances accumulation in the cells of coniferous brown ectomycorrhiza during the 2018 growing season

Дата Date	Волютин / Volutin		Гликоген / Glycogen		Крахмал / Starch	
	Грибной чехол Sheath	Сеть Гартига Hartig net	Грибной чехол Sheath	Сеть Гартига Hartig net	Первичная кора Cortex	Центральный цилиндр Central cylinder
<i>Pinus sylvestris</i>						
8.06	+	+	+	+	+	+
5.07	+	+	+	+	+	+
16.09	–	–	–	–	–	–
<i>Picea obovata</i>						
8.06	+	–	+	–	+	+
5.07	+	+	+	+	+	+
16.09	+	–	–	–	–	+
<i>Abies sibirica</i>						
8.06	+	+	+	+	+	+
5.07	+	+	+	+	+	+
16.09	ед. / rar.	ед. / rar.	–	ед. / rar.	ед. / rar.	ед. / rar.

Примечание: «+» – встречается регулярно, «ед.» – единично, «–» – отсутствует.
Note: “+” – observed regularly, “rar.” – rarely, “–” – not detected.

тичное, так и тотальное разрушение тканей по периферии микоризных окончаний. Так, например, на значительной части поперечных срезов ЭМ сосны была отмечена низкая сохранность тканей: ГЧ бесструктурного типа, клетки коровой паренхимы и гриба в зоне СГ смяты, без внутреннего содержимого. Основной объём клеток занимали вакуоли без видимых включений. Однако тургор и морфология клеток в центральном цилиндре сохранялись.

В микоризных окончаниях ели хорошей сохранности присутствовали все структурные компоненты. Клетки ГЧ псевдопаренхиматического типа сохраняли различные клеточные оболочки, в вакуолях встречались одиночные полифосфатные гранулы. Осмиофильное вещество при переходе от ГЧ к СГ просматривалось по всему периметру. Таниновые клетки формировали два-три ряда. Сеть Гартига распространялась до эндодермы. В коровой паренхиме крахмал не выявлялся, однако в клетках центрального цилиндра ещё встречались амилопласты с крахмалом, по 5–7 на срез клетки. Как известно, при подготовке к зиме снижение содержания крахмала отмечается во всех органах дерева, и не только в условиях Севера [24], но и в более низких широтах [25].

В осенних ЭМ пихты наблюдали промежуточную степень сохранности структур. В клетках обоих симбионтов цитоплазма была плохо выражена, основной объём занимала вакуоль.

Гликоген и полифосфаты в ГЧ и СГ встречались крайне редко, как правило, в клетках с сохранившейся цитоплазмой. Также единично встречались мелкие амилопласты с крахмалом в клетках коровой паренхимы и центрального цилиндра. В ГЧ псевдопаренхиматического типа было до восьми рядов клеток. В коричневой микоризе клеточные оболочки в чехле были обособлены, свободно расположены либо погружены в матрикс умеренной электронной плотности. Клетки ГЧ прорастали в наружные таниновые клетки корня. Осмиофильный матрикс, расположенный на границе ГЧ и клеток корня, просматривался не всегда, локальными участками. Фрагментарно были расположены участки, имеющие все признаки деградации, описанные выше для сосны. В таких зонах в клетках гриба и коровой паренхимы отмечались бактериальные клетки.

В условиях подзоны средней тайги методом оценки интенсивности флуоресценции тканей [9–11] для всех трёх пород деревьев показано увеличение доли низкоактивных, стареющих и отмирающих микориз в осенний период, а также хорошая сохранность тканей центрального цилиндра на протяжении всего периода вегетации, особенно для ели [10].

Заключение

Проанализировав полученные данные и имеющиеся в приведённой литературе сведе-

ния, можно заключить, что сезонная динамика содержания гликогена в цитоплазме и полифосфатных гранул в вакуолях клеток гриба ЭМ хвойных растений в конкретном фитоценозе зависит от интенсивности формирования тонких корней и связана с возрастными изменениями в клетках гриба. Чем моложе микориза, тем больше в грибных клетках запасных веществ. Чем больше молодых микориз, тем чаще отмечается гликоген и полифосфатные гранулы. Поэтому в грибном компоненте ЭМ сосны, ели и пихты в фитоценозах подзоны средней тайги эти накопления в цитоплазме регулярно встречаются в начале и середине вегетации, когда наблюдается активный рост сосущих корней и практически не встречаются осенью, когда интенсивность его резко снижается. Содержание крахмала в растительных клетках ЭМ на протяжении периода вегетации тесно связано не только с их возрастом, но и с сезонными изменениями пула углеводов растения в целом. В июне и июле в физиологически активных микоризах, которые составляют значительную долю среди тонких корней, крахмал накапливается и в коровой паренхиме, и в центральном цилиндре, а в стареющих отмечен только в последнем. Осенью, как правило, крахмал в клетках корня встречается редко, что связано не только с преобладанием физиологически неактивных старых микориз, но и с подготовкой растения к зиме.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, номер гос. регистрации 122040100031-8.

Литература

1. Бобкова К.С., Веретенников А.В. К характеристике поглощающих корней древесных растений в ельниках Севера // Экология ельников Севера. Труды Коми филиала АН СССР. Вып. 32. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1977. С. 29–44.
2. Сизоненко Т.А. Современные представления о структуре эктомикоризных ассоциаций // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2018. № 1 (203). С. 2–14.
3. Smith S.E., Read D.J. Mycorrhizal Symbiosis. London: Academic Press, 2008. 815 p.
4. Богачева Н.В., Позолотина Н.В., Савиных Н.П., Коновалова И.А. Отработка методики выделения и подготовки культуры базидиомицетов для микоризации почвы // Теоретическая и прикладная экология. № 3. С. 46–51. doi: 10.25750/1995-4301-2020-3-046-051
5. Adamczyk B., Sieti O.-M., Biasi C., Heinonsalo J. Interaction between tannins and fungal necromass stabilizes fungal residues in boreal forest soils // New Phytologist. 2019. V. 223. No. 1. P. 16–21. doi: 10.1111/nph.15729
6. Сизоненко Т.А., Загирова С.В. Структура и рост микоризных корневых окончаний сосны обыкновенной в условиях средней тайги // Лесоведение. 2011. № 4. С. 61–67.
7. Сизоненко Т.А. Анатомическая структура, рост и содержание углеводов в микоризных корнях ели сибирской // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: сборник материалов VII Международной конференции. Пермь: ПГПУ, 2009. С. 190–193.
8. Сизоненко Т.А. Дыхание тонких корней *Abies sibirica* Ledeb. в ельнике чернично-сфагновом средней тайги // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 50. С. 119–134. doi: 10.17223/19988591/50/6
9. Сизоненко Т.А., Загирова С.В. Определение физиологической активности различных типов эктомикориз сосны обыкновенной методом флуоресценции // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47. № 3. С. 191–195.
10. Сизоненко Т.А. Сезонная динамика флуоресцентной активности и структуры эктомикориз ели сибирской в условиях средней тайги // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. № 5. С. 297–304.
11. Сизоненко Т.А. Сезонная динамика строения и функциональной активности эктомикоризных корней пихты сибирской // Сибирский лесной журнал. 2017. № 6. С. 110–119. doi: 10.15372/SJFS20170609
12. Duddridge J.A., Read D.J. The development and ultrastructure of ectomycorrhizas. I. Ectomycorrhizal development on pine in the field // New Phytol. 1984. V. 96. No. 4. P. 565–573. doi: 10.1111/j.1469-8137.1984.tb03591.x
13. Duddridge J.A., Read D.J. The development and ultrastructure of ectomycorrhizas. II. Ectomycorrhizal development on pine *in vitro* // New Phytol. 1984. V. 96. No. 4. P. 575–582. doi: 10.1111/j.1469-8137.1984.tb03592.x
14. Сизоненко Т.А., Шадрин Д.М., Пылина Я.И. Определение морфотипов и жизненной активности эктомикориз ели сибирской методами флуоресценции и рДНК-анализа // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2017. № 2 (30). С. 37–44.
15. Веселкин Д.В. Реакция эктомикориз *Pinus sylvestris* L. на техногенное загрязнение различных типов // Сибирский экологический журнал. 2005. № 4. С. 753–761.
16. Agerer R., Gronbach E. *Cenococcum geophilum* // Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Plate 11. Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd, 1988. 95 p.
17. Agerer R. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae // Mycol. Progress. 2006. V. 5. P. 67–107. doi: 10.1007/s11557-006-0505-x
18. Камзолкина О.В., Дунаевский Я.Е. Биология грибной клетки. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 239 с.

19. Плюснина С.Н. Ультраструктура эктомикориз пихты // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: Материалы XVII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Киров: Вятский государственный университет, 2019. С. 278–281.

20. Heldt H.-W. Plant biochemistry. London: Elsevier Academic Press, 2005. 647 p.

21. Плюснина С.Н. Ультраструктура эктомикориз ели // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: Материалы XVI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Киров: Вятский государственный университет, 2018. С. 106–108.

22. Громозова Е.Н., Войчук С.И., Качур Т.Л., Горчев В.Ф., Карахим С.А. Особенности строения волютиновых гранул в клетках низших полифосфатаккумулирующих эукариот // Биотехнология. 2010. Т. 3. № 4. С. 55–61.

23. Галенко Э.П. Формирование теплового режима почв хвойных экосистем бореальной зоны в зависимости от лесообразующей породы и типа леса // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2013. № 1 (13). С. 32–37.

24. Кищенко И.Т., Шулаковская Т.А. Динамика углеводов у представителей рода *Picea* (Pinaceae) в условиях интродукции // Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 6. С. 103–108.

25. Босиева О.И., Нартикова Р.П. Сезонная динамика содержания крахмала в древесных растениях // Известия Горского государственного аграрного университета. 2014. Т. 51. № 4. С. 407–410.

References

1. Bobkova K.S., Veretennikov A.V. Characterization of the absorbing roots of woody plants in the spruce forests of the North // *Ekologiya elnikov Severa. Trudy Komi filiala AN SSSR*. V. 32. Syktyvkar: Komi filial AN SSSR, 1977. P. 29–44 (in Russian).

2. Sizonenko T.A. Modern concepts of the structure of ectomycorrhizal associations // *Vestnik Instituta biologii Komi NTs UrO RAN*. 2018. No. 1 (203). P. 2–14 (in Russian).

3. Smith S.E., Read D.J. Mycorrhizal Symbiosis. London: Academic Press, 2008. 815 p.

4. Bogacheva N.V., Pozolotina N.V., Savinykh N.P., Konovalova I.A. Checkout of methods for isolation and preparation of basidiomycete cultures for mycorrhization of soil // *Theoretical and Applied Ecology*. 2020. No. 3. P. 46–51 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2020-3-046-051

5. Adamczyk B., Sieti O.-M., Biasi C., Heinonsalo J. Interaction between tannins and fungal necromass stabilizes fungal residues in boreal forest soils // *New Phytologist*. 2019. V. 223. No. 1. P. 16–21. doi: 10.1111/nph.15729

6. Sizonenko T.A., Zagirova S.V. Structure and growth of Scots Pine mycorrhiza root tips in coniferous

phytocoenoses of middle taiga // *Lesovedenie*. 2011. No. 4. P. 61–67 (in Russian).

7. Sizonenko T.A. Anatomical structure, growth and content of carbohydrates in the mycorrhizal roots of Siberian spruce // *Problemy lesnoy fitopatologii i mikologii: Sbornik materialov VII Mezhdunarodnoy konferentsii*. Perm: PGPU, 2009. P. 190–193 (in Russian).

8. Sizonenko T.A. *Abies sibirica* Ledeb. fine root respiration in the bilberry-sphagnum pine forest in the middle taiga // *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2020. No. 50. P. 119–134 (in Russian). doi: 10.17223/19988591/50/6

9. Sizonenko T.A., Zagirova S.V. Determination of physiological activity of different ectomycorrhizal types of *Pinus sylvestris* by fluorescence method // *Mikologiya i fitopatologiya*. 2013. V. 47. No. 3. P. 191–195 (in Russian).

10. Sizonenko T.A. Seasonal dynamics of fluorescence activity and structure of Siberian spruce ectomycorrhizae in the middle taiga // *Mikologiya i fitopatologiya*. 2015. V. 49. No. 5. P. 297–304 (in Russian).

11. Sizonenko T.A. Seasonal dynamics of structure and functional activity of ectomycorrhizal roots of the Siberian fir // *Sibirskiy lesnoy zhurnal*. 2017. No. 6. P. 110–119 (in Russian). doi: 10.15372/SJFS20170609

12. Duddridge J.A., Read D.J. The development and ultrastructure of ectomycorrhizas. I. Ectomycorrhizal development on pine in the field // *New Phytol*. 1984. V. 96. No. 4. P. 565–573. doi: 10.1111/j.1469-8137.1984.tb03591.x

13. Duddridge J.A., Read D.J. The development and ultrastructure of ectomycorrhizas. II. Ectomycorrhizal development on pine *in vitro* // *New Phytol*. 1984. V. 96. No. 4. P. 575–582. doi: 10.1111/j.1469-8137.1984.tb03592.x

14. Sizonenko T.A., Shadrin D.M., Pylina Ya.I. Definition of Siberian spruce ectomycorrhizal morphotypes and vitality by fluorescence and RDNA sequence analysis // *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN*. 2017. No. 2 (30). P. 37–44 (in Russian).

15. Veselkin D.V. Reaction of ectomycorrhizae of *Pinus sylvestris* to man-made contamination of various types // *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2005. No. 4. P. 753–761 (in Russian).

16. Agerer R., Gronbach E. *Cenococcum geophilum* // *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Plate 11. Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd, 1988. 95 p.

17. Agerer R. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae // *Mycol. Progress*. 2006. V. 5. P. 67–107. doi: 10.1007/s11557-006-0505-x

18. Kamzolkin O.V., Dunaevskiy Ya.E. Fungal cell biology. Moskva: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2017. 239 p. (in Russian).

19. Plyusnina S.N. Ultrastructure of fir ectomycorrhiza // *Biodiagnostika sostoyaniya prirodnykh i prirodno-tekhnogennykh sistem: Materialy XVII Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii c mezhdunarodnym uchastiem*. Kirov: Vyatskiy gosudarstvennyy universitet, 2019. P. 278–281 (in Russian).

20. Heldt H.-W. Plant biochemistry. London: Academic Press, 2005. 647 p.

21. Plyusnina S.N. Ultrastructure of spruce ectomycorrhiza // Bidiagnostika sostoyaniya prirodnikh i prirodno-tekhnogennykh sistem: Materialy XVII Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem. Kirov: Vyatskiy gosudarstvennyy universitet, 2018. P. 106–108 (in Russian).

22. Gromozova E.N., Voychuk S.I., Kachur T.L., Gorchev V.F., Karakhim S.A. Structural peculiarities of volutin grains in the cells of the lowest polyphosphate-accumulating eukaryotes // Biotekhnologiya. 2010. V. 3. No. 4. P. 55–61 (in Russian).

23. Galenko E.P. Thermal regime formation of soils in coniferous ecosystems of boreal zone in reference to dominating tree species and forest type // Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN. 2013. No. 1 (13). P. 32–37 (in Russian).

24. Kishchenko I.T., Shulyakovskaya T.A. Carbohydrate dynamics in the species of *Picea* (Pinaceae) under the introduction condition // Botanicheskiy zhurnal. 1997. V. 82. No. 6. P. 103–108 (in Russian).

25. Bosieva O.I., Nartikoeva R.R. Seasonal dynamics of starch content in woody plants // Izvestiya Gorskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2014. V. 51. No. 4. P. 407–410 (in Russian).